BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

295

N° 425 JANVIER-FÉVRIER 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écoloogi générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 425, janvier-février 1977, Zoologie 295

Doliocoitis atlantica n. gen. n. sp., Cériopore (Bryozoa, Cyclostomata) des côtes d'Afrique occidentale

par Émile Buge et Simon Tillier *

Résumé. — Dix spécimens de *Doliocoitis atlantica* (fam. Cerioporidae) ont été trouvés dans un dragage du « Meteor » au sud-ouest de la Sierra Leone, à 81 m de profondeur, associés à 22 autres espèces de Bryozoaires. Toutes les étapes de la croissance du zoarium sont représentées et correspondent à trois stades : stade à bourgeonnement marginal prédominant ; stade à bourgeonnement interzoécial apical prédominant ; stade à bourgeonnement double, dans lequel le zoarium prend une forme sphéroïde. L'étude statistique des diamètres aperturaux des zoécies montre que : *a*) il n'existe pas de kénozoïdes chez les Cériopores ; *b*) les valeurs modales principales du diamètre apertural ont seules une signification taxonomique, alors que la valeur moyenne n'en a aucune ; *c*) il existe une corrélation entre bourgeonnement et forme de la colonie. La structure et la microstructure du zoarium sont semblables à celles des autres Cériopores ; le mode de bourgeonnement est identique à celui qui a déjà été décrit chez les *Ceriopora* miocènes. La chambre d'incubation est formée par des replis de l'épithélium interne bien qu'elle soit morphologiquement externe. Elle peut être secondairement enfouie soit par la croissance de cancelli *sensu* Harmer, 1896, soit par le développement d'une autre chambre d'incubation. L'étude de la distribution géographique et bathymétrique des espèces actuelles de Cériopores montre qu'elles vivent surtout entre 0 et 200 m de profondeur et que presque toutes celles décrites jusqu'à présent sont des espèces oligothermes (eaux froides ou tempérées froides). *Doliocoitis atlantica* est la seule espèce du groupe vivant dans des eaux chaudes de la zone intertropicale.

Abstract. — Ten specimens of *Doliocoitis atlantica* n. gen., n. sp. (Fam. Cerioporidae) have been collected by the "Meteor", south-west of Sierra Leone, at a depth of 81 m, in association with 22 other species of Bryozoans. All the stages in the growth of the zoarium are represented and fall into three phases : the phase in which marginal budding predominates ; the phase in which apical interzooecial budding predominates ; the phase of double budding in which the zoarium assumes a spheroid shape. A statistical study of the apertural diameters of zooecia reveals that : *a*) there are no kenozoids in Cerioporids — *b*) only the main modal values of apertural diameters are taxonomically significant, whereas their average values are not — *c*) there is a correlation between interzooecial budding and the shape of the colony. The structure and microstructure of the zoarium are similar to those of other Cerioporids ; the budding pattern is the same as in Miocene *Ceriopora*. The brood chamber is constituted by the folds of the inner epithelium in spite of its morphological outer position. It may later be overgrown either by cancelli *sensu* Harmer, 1896, or by another brood chamber. Investigation of the geographical and bathymetric distribution of recent species of Cerioporina shows that they generally live at depths between 0 and 200 m, and that nearly all those described so far are found in cold or temperate waters. *Doliocoitis atlantica* is the only species in the group that lives in the warm waters of the intertropical zone.

* E. Buge, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.* S. Tillier, *Laboratoire des Invertébrés marins et de Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, France.*

Zusammenfassung [1]. — Zehn Exemplare von *Doliocoitis atlantica* n. g. n. sp. (Fam. Cerioporidae) wurden in einer Dredge-Probe der « Meteor » in 81 m Tiefe im SW von Sierra Leone zusammen mit 22 anderen Bryozoenspezies gefunden. Alle Wachstumsetappen des Zoariums sind vorhanden und entsprechen 3 Stadien : Stadium mit vorherrschend marginaler Knospung ; Stadium mit vorherrschend interzooecialer apikaler Knospung ; Stadium mit doppelter Knospung, indem das Zoarium eine sphaeroidische Gestalt annimmt. Die statistische Untersuchung der Apertural-Durchmesser der Zooecien zeigt, dass : *a*) keine Kenozooide bei den Cerioporen existieren, *b*) die hauptsächlichen Modalwerte des Durchmessers der Aperturae allein taxionomische Bedeutung haben und *c*) eine Korrelation zwischen Knospung und Kolonieform besteht. Die Struktur und die Mikrostrucktur des Zoariums sind ähnlich wie bei anderen Cerioporen. Der Knospungsmodus ähnelt dem schon früher bei den miozänen *Ceriopora*-Arten beschriebenen. Die Brutkammer wird durch interne Epithelfalten gebildet, obwohl sie morphologisch als eine externe Bildung erscheint. Sie kann sekundär sowohl durch das Wachstum von Cancelli (*sensu* Harmer, 1896) als auch durch eine andere Brutkammer überdeckt werden.

Das Studium der geographischen und bathymetrischen Verbreitung der rezenten Cerioporen zeigt, dass sie hauptsächlich in Tiefen von 0 — 200 m leben und dass fast alle bisher beschriebenen Arten oligotherm (kalten und gemässigten Gewässern) sind. *Doliocoitis atlantica* ist die einzige Art der Gruppe, welche in warmen Gewässern der intertropicalen Zone lebt.

Introduction

Les spécimens étudiés dans le présent travail nous ont été obligeamment communiqués par le Pr Dr E. Voigt de l'Université de Hambourg (R.F.A.) qui les a découverts dans les matériaux d'un dragage effectué en 1973 par le navire allemand « Meteor » au large des côtes de la Sierra Leone.

Le matériel récolté par le « Meteor » dans cette station est un sable coquillier quartzeux assez grossier. La faune est constituée essentiellement par des Mollusques (Gastropodes et surtout Bivalves) et des Bryozoaires. Tous les spécimens ont été dragués morts, mais la plupart sont dans un excellent état de conservation.

Plus d'une trentaine d'espèces de Bryozoaires ont été reconnues, principalement des Cheilostomes parmi lesquels [2] :

Cupuladria canariensis (Busk) — 12 zoariums ou fragments de zoariums.
Cupuladria biporosa Canu & Bassler — 6 zoariums ou fragments de zoariums.
Cupuladria multispinata (Canu & Bassler) — 9 zoariums ou fragments de zoariums.
Cupuladria owenii (Gray) — 2 zoariums.
Discoporella umbellata (Defrance) — 10 zoariums ou fragments de zoariums.
Floridina antiqua (Smitt) — 2 zoariums sur *Discoporella* et Cheilostome érigé.
Steginoporella sp. — un petit fragment usé.
Chaperia sp. — un petit fragment.
Cellaria elongatoides Bassler — 5 fragments de segments.
Triporula stellata (Smitt) — une colonie sur *Smittina remotorostrata*.
Stylopoma cf. *duboisii* (Savigny-Audouin) — un fragment de zoarium.

1. Nous remercions le Pr E. Voigt d'avoir bien voulu rédiger ce « zusammenfassung ».
2. Nous utilisons pour cette liste la systématique (et notamment les attributions génériques) de Miss P. L. Cook (1968).

Cleidochasma porcellanum (Busk) — 2 colonies sur gravier et Bivalve.
Cleidochasma oranense (Waters) — 3 fragments de colonies.
Sertella couchii (Hincks) — une base de colonie et quelques fragments.
Rhynchozoon grandiporosum (Canu & Bassler) — 4 fragments de zoariums.
Smittina cervicornis (Pallas) — 5 fragments de zoariums.
Smittina remotorostrata (Canu & Bassler) — 6 fragments de zoariums.
Turbicellepora coronopus (Wood) — un fragment de zoarium ;

et quelques Cyclostomes :

« *Tubulipora* » sp. — un fragment de zoarium.
« *Mecynoecia* » sp. — 2 fragments de zoariums.
« *Frondipora* » sp. — un fragment de zoarium.
« *Lichenopora* » sp. — un zoarium et un fragment de zoarium fertile.

La plupart de ces espèces ou genres (16 sur 22) sont signalés par P. L. Cook (1968) dans le groupe E des stations de l' « Atlantide » (de la Sierra Leone au Ghana) ou dans le groupe voisin D (Guinée), mais cet auteur n'a pas découvert de Cériopores dans son abondant matériel des côtes occidentales de l'Afrique et les spécimens du « Meteor » sont, à notre connaissance, les premiers représentants de ce groupe récoltés dans l'Atlantique tropical.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES CERIOPORINA

Doliocoitis atlantica appartient au sous-ordre des Cerioporina qui sont les Bryozoaires Cyclostomes à double paroi et à chambre d'incubation zoariale (Brood, 1972). Chez les Cériopores, le zoarium peut être considéré comme un sac épithélial (fig. 1). L'épithélium basal, qui est généralement parallèle au substrat, sécrète une muraille basale formée de lamelles parallèles (Brood, 1972) et forme des replis, dont l'ensemble est l'épithélium interne, qui grandissent obliquement ou perpendiculairement par rapport au substrat et sécrètent les murailles interzoéciales, des diaphragmes basaux (Nye, 1968) et souvent la muraille de la chambre d'incubation (Tillier, 1975). Les murailles interzoéciales sont percées de pores interzoïdaux et leur microstructure est symétrique par rapport à leur plan médian (Brood, 1972). L'épithélium frontal, qui est l'épithélium externe, est séparé de l'épithélium interne par la cavité cœlomique hypostège (Borg, 1926). Il sécrète une cuticule et quelquefois des formations calcaires (diaphragmes terminaux, Nye, 1968 ; toit de la chambre d'incubation, Tillier, 1975) qui sont recouvertes extérieurement par la cuticule et percées de pseudopores. Il est vraisemblable que les murailles calcaires ne sont ornementées par des spinules que lorsqu'elles sont sécrétées par l'épithélium interne ; il est de toute façon certain que les spinules se trouvent toujours au contact de l'épithélium et jamais d'une cuticule : dans certains cas, la présence de spinules pourra servir à analyser les relations entre épithélium interne et épithélium externe.

Il existe chez les Cériopores deux types de bourgeonnement :

— Le bourgeonnement marginal (fig. 1, BM) a été décrit et analysé par Borg (1926).

Il correspond à l'accroissement de la surface basale et à la formation de murailles interzoéciales (septa, Borg, 1926) le long de son bord de croissance suivant des règles géométriquement bien définies (Borg, 1926 ; Tillier, 1975) ;

— Le bourgeonnement interzoécial (fig. 1, BI) résulte de la présence d'une paroi zoariale double (Borg, 1926, 1933) : l'épithélium interne peut former des replis secondaires de telle façon que les murailles interzoéciales se divisent distalement. Ces replis secondaires sont les bourgeons interzoéciaux qui grandissent en écartant les unes des autres les files zoéciales voisines. Leur apparition et leur croissance obéissent également à des lois (McKinney, 1975 ; Tillier, 1975).

DESCRIPTION DE L'ESPÈCE

Sous-Ordre CERIOPORINA Hagenow, 1851

Famille Cerioporidae Hennig, 1894 [1]

Genre **DOLIOCOITIS** n. gen.

Espèce-type : *Doliocoitis atlantica* n. sp.

Derivatio nominis : Grec δόλιος, trompeur et κοιτις, berceau, par allusion au fait que la chambre d'incubation zoariale est d'apparence externe, mais interne par sa structure.

Diagnose : *Cerioporina* à zoarium massif ; la chambre d'incubation est formée à la surface du zoarium par des replis de l'épithélium interne et son toit peut porter des cancelli (*sensu* Harmer, 1896). Le mode de bourgeonnement interzoécial est tel qu'à un bourgeon de génération n correspond un seul bourgeon de génération n + 1. La microstructure des murailles interzoéciales est cérioporoïde (*sensu* Brood, 1972).

Doliocoitis atlantica n. sp.

(Pl. I et II ; fig. 1 à 6)

Holotype : spécimen fertile figuré pl. I, 3.

Derivatio nominis : de la région géographique où vit l'espèce.

Locus typicus : station 166 du « Meteor » (campagne 1973).

Matériel étudié : Coll. E. Voigt, Geolog.-Paläontolog. Institut, Universität Hamburg ; Dragages du « Meteor » (1973), station 166, 7°27′ N, 13°37′ W, 81 m (SW de la côte de la Sierra Leone) : 10 spécimens [2]. — Coll. Jullien, n° 3023 (Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie du Muséum), sans localité, mais probablement Golfe de Guinée : un spécimen.

L'holotype et une partie du matériel (zoariums et répliques) sont déposés dans la collection E. Voigt. Le reste du matériel est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum

1. La famille des Cerioporidae est utilisée ici dans l'acception de K. Brood (1972) qui considère que *Ceriopora* Goldfuss, 1827 et *Heteropora* de Blainville, 1830 sont synonymes. Elle se substitue donc à la famille des Heteroporidae de Waters.

2. Ces matériaux ont été remis au Pr E. Voigt par M. W. Fietz, I. offic. du « Meteor ».

(dragages « Meteor ») et au Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie du Muséum (coll. Jullien).

Les colonies ont été numérotées de un à onze. Toutes étaient sèches lorsqu'elles sont arrivées en notre possession. Six étaient entières ou peu usées.

I. Description des colonies et mode de croissance

Les colonies n°s 8, 9 et 10 sont des bases brisées de zoariums en massue, tandis que les colonies n°s 7 et 11 sont probablement de grosses colonies sphéroïdes très roulées. La colonie n° 7 contient des chambres d'incubation.

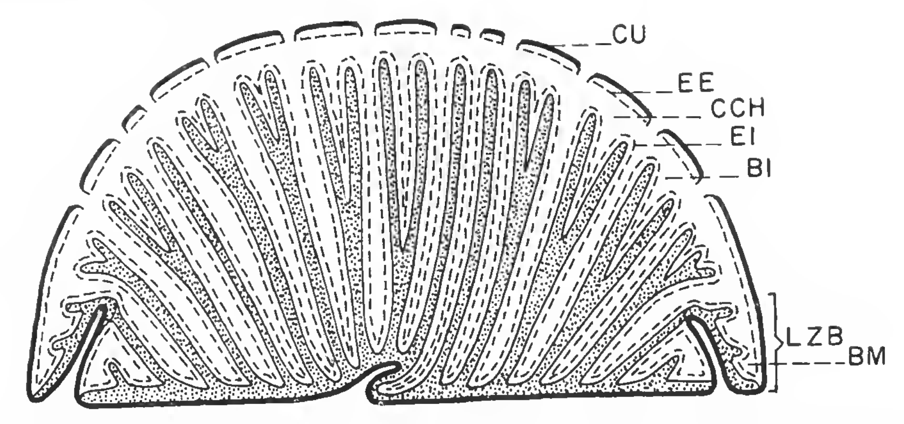


Fig. 1. — Section sagittale schématique d'un jeune zoarium de Cériopore. BI, bourgeon interzoécial ; CU, cuticule ; CCH, cavité cœlomique hypostège ; BM, bourgeon marginal ; EE, épithélium externe ; EI, épithélium interne ; LZB, lame zoariale blastogène.

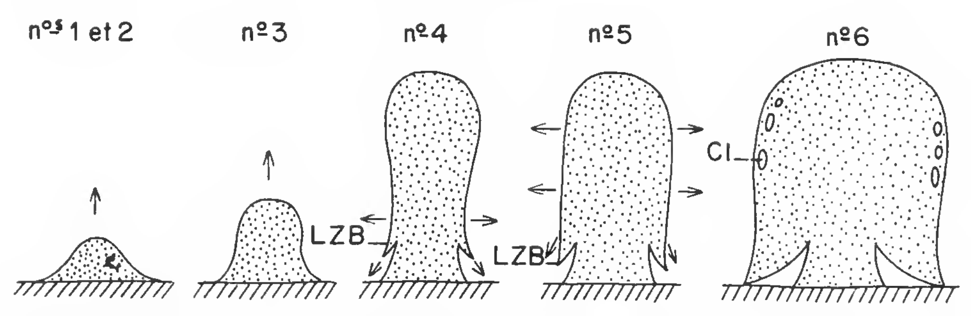


Fig. 2. — Étapes de la croissance du zoarium de *Doliocoitis atlantica*. Les flèches indiquent les directions principales de croissance ; les numéros sont ceux des spécimens correspondant à chaque schéma ; CI, chambre d'incubation ; LZB, lame zoariale blastogène.

Les zoariums n°s 1 et 2 commencent à peine à s'élever au-dessus du substrat (fig. 2, n° 1 ; pl. I, 1). Leur hauteur en leur centre (h) est d'environ 3 mm, et leur diamètre (d) maximum de 4 mm. La colonie n° 3 est une petite colonie sphéroïde (d = 5 mm ; h = 3,75 mm). Les colonies n°s 4 et 5 ont une forme en massue, mais la colonie n° 4 (d = 5 mm ; h =

8 mm) est proportionnellement plus étroite à la base que la colonie n° 5 (d = 4,3 mm ; h = 7,7 mm) (fig. 2, nos 4 et 5 ; pl. I, 2). A sa base les zoécies sont obstruées par un dépôt calcaire. La colonie n° 6 est la plus grosse (d = 7,8 mm ; h = 6 mm) et possède de nombreuses chambres d'incubation : elle peut donc être considérée comme adulte (fig. 2, n° 6 ; pl. I, 3). L'examen de sa surface basale montre que sa forme sphéroïde est secondaire et dérive d'une forme en massue grâce à une lame zoariale blastogène (Tillier, 1975) qui est venue recouvrir le bord de croissance de la surface basale de la colonie (fig. 2, nos 5 et 6). Le début de ce phénomène, qui est courant chez les Cériopores et leur permet d'accroître rapidement leur diamètre (Tillier, 1975), peut être observé à la base des colonies nos 4 et 5. Les colonies nos 1 à 6, placées par ordre de taille croissante, représentent probablement les étapes successives de la croissance du zoarium (fig. 2). Si l'on admet cette succession, on peut distinguer dans la croissance des colonies les stades suivants :

— *Stade à bourgeonnement marginal prédominant* (fig. 2, nos 1 et 2) : à partir de la proancestrule (malheureusement détruite chez les spécimens étudiés ici) se développe un zoarium encroûtant, légèrement bombé. Lorsque le diamètre de la surface basale atteint 4 mm, il cesse de s'accroître : aucune des colonies étudiées ne possède une surface basale primaire plus large.

— *Stade à bourgeonnement interzoécial apical prédominant* (fig. 2, nos 3 et 4) : la colonie s'allonge perpendiculairement au substrat ; son diamètre cesse de s'accroître lorsqu'il a atteint 4 mm, alors que sa hauteur peut atteindre 8 mm. La colonie prend alors une forme en massue et les zoécies qui forment sa base sont obstruées par un dépôt calcaire qui consolide la partie la moins résistante du zoarium (on peut remarquer à ce propos que, parmi les onze colonies ou fragments de colonies étudiés, deux sont des bases brisées de zoariums en massue).

— *Stade à bourgeonnement double* (fig. 2, nos 5 et 6) : la colonie cesse de grandir en hauteur lorsqu'elle atteint 7 à 8 mm, puis son diamètre s'accroît. Dans la partie supérieure du zoarium, le bourgeonnement interzoécial assure seul cette croissance. Dans la partie inférieure du zoarium, une lame zoariale blastogène recouvre la base lithifiée de la colonie en massue (fig. 2, n° 5) et rejoint le substrat ; le bourgeonnement interzoécial existe également à la surface de cette lame zoariale. La colonie prend ainsi une forme sphéroïde. Lorsque son diamètre est de 7 à 8 mm, elle atteint sa maturité et des chambres d'incubation se développent à sa surface.

II. Caractéristiques de la surface frontale du zoarium

Les zoécies ont une section polygonale (4 à 8 côtés) mais leurs murailles sont épaisses, de telle façon que les ouvertures sont arrondies (pl. I, 5). Les murailles sont couvertes de spinules jusqu'à leur sommet, qui est arrondi, sans arête vive. Dans les autozoécies on peut distinguer, à 5 à 10 μ sous le niveau du sommet des murailles, un diaphragme partiel qui correspond à la fois à un alignement de spinules et à un changement de texture de la surface de la muraille (cf. § structure ; pl. I, 6). En vue plongeante, on peut observer que les zoécies sont affectées par des constrictions à peu près régulières (comme chez tous les Cériopores). A la base de la colonie n° 9 (base d'une colonie en massue), les zoécies sont complètement obstruées (pl. I, 4 et 5). Il ne s'agit pas là d'un diaphragme terminal commun (Brood, 1972 ; Tillier, 1975), ou d'une sécrétion de l'épithélium externe, mais d'un épais-

sissement des murailles interzoéciales dû à l'activité de l'épithélium interne. En effet, d'une part la surface continue ainsi formée est ornée de spinules (s'il s'agissait d'une sécrétion de l'épithélium externe, cette surface serait recouverte par une cuticule, donc lisse) ; d'autre part on peut voir, depuis le sommet de la colonie vers sa base, tous les intermédiaires entre des zoécies fonctionnelles ouvertes et des zoécies complètement obstruées ; c'est donc bien l'épaississement des murailles qui est à l'origine de cette calcification de la base de la colonie.

Depuis Borg (1932), les auteurs ont distingué à la surface des Cériopores des autozoécies, des kénozoécies et des bourgeons (Borg, 1932, 1933, 1944 ; Osburn, 1953 ; Kluge, 1955, 1962 ; Androsova, 1965 ; Brood, 1972 ; Moyano, 1973). Borg lui-même (1932) a posé le problème de la nature des « mésopores » des Hétéropores. Il arrive à la conclusion que ces « mésopores » sont des kénozoïdes et non des bourgeons en se fondant *uniquement* sur l'absence de polypides (p. 3) ; or il est évident qu'un bourgeon ne peut contenir de polypide, et l'argument de Borg est donc sans valeur. Depuis cette date, personne n'a remis en question la conclusion de Borg ; de plus aucun auteur, Borg y compris, n'a clairement défini les différences morphologiques ou structurales existant entre bourgeons interzoéciaux et kénozoïdes. En fait, si l'on se reporte aux figures des différents auteurs, il apparaît qu'ils ont appelé « bourgeons » les plus petites ouvertures, « autozoécies » les plus grandes et « kénozoécies » les ouvertures de diamètre intermédiaire. L'étude des éléments structuraux du zoarium des Cerioporina montre qu'il n'existe qu'une seule catégorie de zoécies (Tillier, 1975) ; mais comme les auteurs ont distingué autozoécies, kénozoécies et bourgeons d'après leur diamètre apparent, nous avons essayé d'établir la distribution de ces diamètres chez *Doliocoitis atlantica*. Brood (1972) a donné de telles distributions chez des Cériopores, mais il a éludé le problème en établissant arbitrairement deux distributions distinctes, l'une pour les « kénozoécies » et l'autre pour les « autozoécies ».

Ici c'est le plus grand diamètre de chaque ouverture qui a été mesuré. Tout d'abord, nous avons mesuré les diamètres des zoécies dans plusieurs aires, à différents endroits à la surface de chacun des cinq zoariums étudiés (spécimens n°s 1, 3, 4, 5 et 6) : en effet, il fallait vérifier que la position de l'aire où sont faites les mesures n'influe pas sur les résultats ; en particulier le bourgeonnement marginal aurait pu modifier l'allure de la distribution au voisinage du bord de croissance de la surface basale de la colonie. En fait il n'en est rien, et c'est pourquoi un seul histogramme est présenté ici pour chaque colonie (fig. 3).

Les cinq histogrammes obtenus sont plurimodaux et tous ont deux modes principaux, l'un pour un diamètre de 75 µ et l'autre pour un diamètre de 100 µ. On pourrait croire, dans l'hypothèse de Borg, que le mode correspondant à 75 µ représente les kénozoécies et que le mode correspondant à un diamètre de 100 µ représente les autozoécies. Cela n'est pas le cas ici, car les sections montrent que 75 µ est le diamètre des zoécies au niveau de leurs constrictions, alors que 100 µ est leur diamètre au niveau où elles sont plus larges. Compte tenu du fait que les zoécies de 100 µ de diamètre sont celles où l'on observe une couronne de spinules et sont donc sûrement les zoécies fonctionnelles, il est très probable que 75 µ est le diamètre des zoécies dont le polypide a dégénéré et où un nouveau polypide ne s'est pas encore formé. Si l'on admet cette conclusion, on peut calculer que les zoécies fonctionnelles représentent environ 15 % du nombre total des zoécies, mais occupent approximativement 25 % de la surface de la colonie.

On peut remarquer que le diamètre moyen des zoécies varie, pour les cinq zoariums,

de 78 µ à 91 µ : ceci est une conséquence normale du fait que, chez les Cyclostomes à double paroi, toute la surface est une surface de bourgeonnement (Borg, 1926). Ainsi, lorsqu'on mesure le diamètre des zoécies, on obtient la représentation d'une population qui comprend toutes les classes de taille depuis celle des plus petits bourgeons jusqu'à celle des plus grandes zoécies adultes ; tandis que chez les Cyclostomes à simple paroi ou chez les Cheilostomes, dont les zoécies ont une croissance finie, on ne mesure la variabilité que d'une population d'adultes. Il en résulte que chez les Cériopores, le diamètre des zoécies adultes étant à peu près fixe (75 µ ou 100 µ), le diamètre moyen des zoécies d'une surface donnée est d'autant plus faible que le nombre de bourgeons est grand. Il est donc absurde d'essayer de caractériser l'espèce, ou une population de colonies, par le diamètre moyen des ouvertures zoéciales : il apparaît clairement ici que seules les valeurs modales principales ont une signification taxonomique au niveau de l'espèce (fig. 4).

Le diamètre moyen des ouvertures zoéciales traduisant l'intensité du bourgeonnement, nous avons tenté de corréler cette moyenne avec la forme des colonies. Celle-ci étant simple, le rapport d/h a été utilisé, où d = diamètre maximum de la colonie et h = hauteur de la colonie en son centre. Les différents graphes que nous avons obtenus suggèrent fortement l'existence d'une corrélation entre le diamètre moyen des ouvertures zoéciales et le rapport d/h, mais malheureusement le nombre des colonies dont l'état de conservation est suffisamment bon est trop faible pour qu'on puisse prouver ici l'existence de cette corrélation.

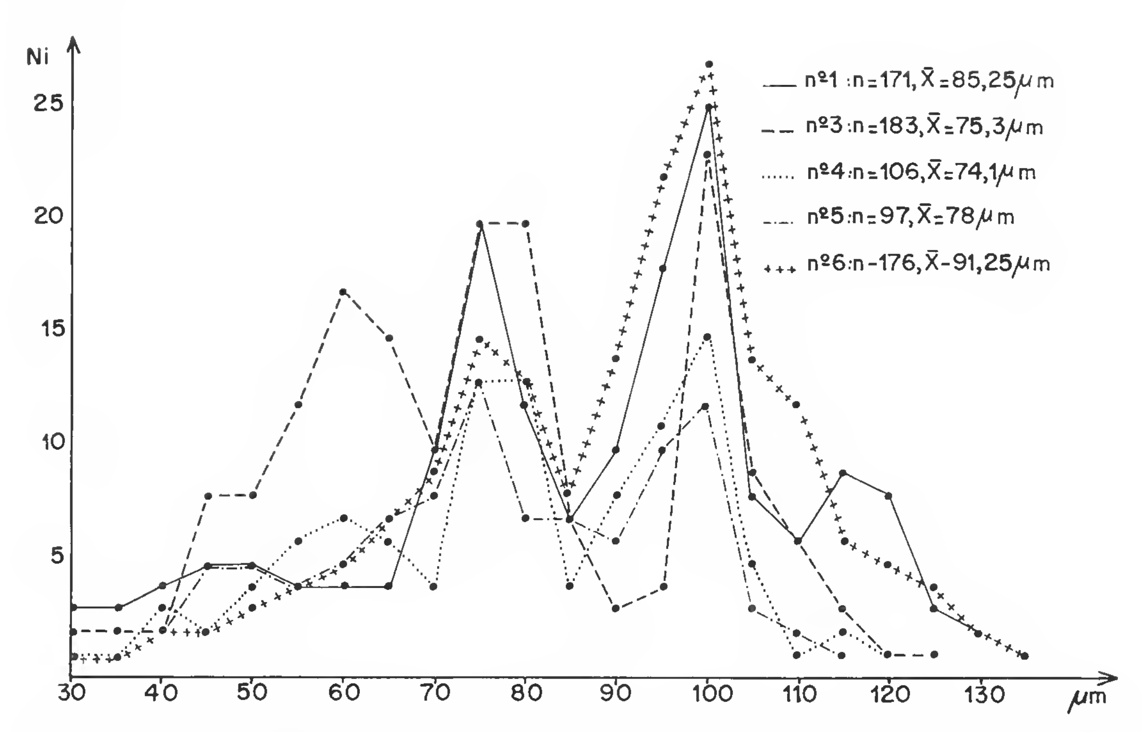


Fig. 3. — Diagrammes des fréquences du diamètre des ouvertures des zoécies des colonies 1, 3, 4, 5 et 6. En abscisses : dimensions en µ ; en ordonnées : nombre d'individus.

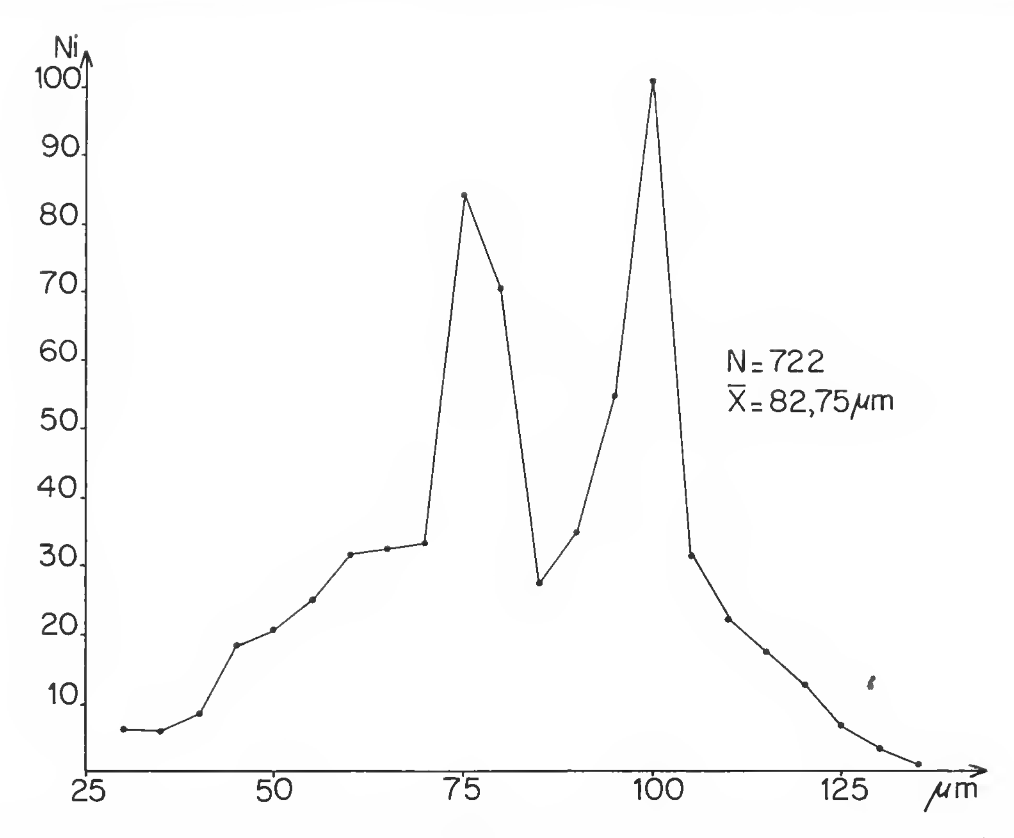


Fig. 4. — Diagramme des fréquences du diamètre des ouvertures des zoécies obtenu en additionnant classe par classe les effectifs des diagrammes de la figure 3. En abscisses : dimensions en µ ; en ordonnées : nombre d'individus.

Les diagrammes des fréquences des diamètres aperturaux (fig. 3) montrent des modes secondaires pour des valeurs du diamètre qui varient suivant la colonie considérée. Lorsqu'on additionne les effectifs pour chaque classe des cinq distributions, ces modes secondaires n'apparaissent pas sur le diagramme des fréquences obtenu (fig. 4). Ces modes ne correspondent donc pas à des kénozoécies, qui formeraient une classe bien définie. Par contre, si l'on admet que les colonies ne sont formées que d'autozoécies et de bourgeons, d'une part, et que d'autre part il existe une relation entre la fréquence des bourgeons et la morphogenèse de la colonie, ces modes peuvent être expliqués :

— Le diagramme correspondant à la colonie n° 1 (fig. 3) a un mode pour de très grandes valeurs du diamètre zoécial (115-120 µ). Cette colonie est en train de passer du stade encroûtant à une forme allongée (fig. 2, n° 1). Ce changement de forme nécessite un accroissement important et rapide de la surface du zoarium. En l'absence de structures de remplissage (mésopores s.s., kénozoïdes), ce sont les bourgeons qui, en s'intercalant entre les files zoéciales, leur permettent de diverger fortement : un grand nombre de bourgeons serait donc nécessaire au changement de forme de la colonie. Or le nombre de bourgeons inter-

zoéciaux est limité par les lois du bourgeonnement qui, chez cette espèce, sont telles qu'à un bourgeon de génération n correspond un seul bourgeon de génération n + 1 (cf. *infra*). Par ailleurs, la colonie étant jeune, la plupart des zoécies sont directement issues du bourgeonnement marginal et peu de zoécies sont au stade où elles peuvent provoquer l'apparition d'un bourgeon interzoécial. Cette insuffisance du nombre des bourgeons est compensée par un accroissement du diamètre des zoécies supérieur à la normale, traduit sur le diagramme n° 1 (fig. 3) par un mode correspondant à de fortes valeurs.

— Les diagrammes n°s 3, 4 et 5 (fig. 3) présentent tous trois un mode pour des valeurs du diamètre des ouvertures inférieures à 75 µ, et correspondant donc à un nombre relativement grand de bourgeons. Les trois colonies correspondantes (fig. 2, n°s 3, 4 et 5) sont dans la phase d'allongement du zoarium, et ce sont les surfaces de ces colonies qui présentent la plus forte convexité : les files zoéciales divergent donc plus dans ces colonies que dans les deux autres et une plus grande proportion de bourgeons est nécessaire. Comme la fréquence d'apparition des bourgeons est limitée par les lois du bourgeonnement, on doit en déduire que la colonie augmente le nombre relatif de bourgeons en retardant la croissance d'un certain nombre d'entre eux. Cette hypothèse est confirmée par l'examen des sections des zoariums n°s 8, 9 et 10 qui montrent que l'accroissement du diamètre de nombreux bourgeons y est beaucoup plus lent que dans la colonie n° 1.

Dans les cas étudiés ici, l'existence de modes secondaires dans les diagrammes de fréquences des diamètres des ouvertures montre que le bourgeonnement interzoécial n'est pas un phénomène continu dont la vitesse serait constante ; d'autre part, ces modes secondaires permettent de montrer qu'il existe une interdépendance étroite entre le développement des zoécies et celui de la colonie.

III. Structure et microstructure

Elles ont été étudiées grâce à une cinquantaine de répliques sériées (McKinney, 1975 ; Tillier, 1975), les unes sagittales et les autres transversales ; un micromoulage de la colonie n° 2 a été fait suivant la technique exposée par Hillmer (1968) et examiné, ainsi que plusieurs colonies et fragments de colonies, à l'aide du microscope électronique à balayage (M.E.B.).

Le zoarium apparaît formé de files zoéciales qui divergent régulièrement depuis le centre de la surface basale jusqu'à la surface de la colonie, sans discontinuité : la formation de lames zoariales blastogènes est réservée à l'accroissement de la surface basale des grosses colonies (cf. *supra*). Les files zoéciales divergent du fait de l'apparition et du développement de bourgeons interzoéciaux qui sont tous semblables et se développent tous régulièrement jusqu'au stade autozoécial : il n'y a pas de kénozoïdes. Les files zoéciales sont affectées par des constrictions régulières qui sont espacées d'environ 70 µ à partir du moment où chaque bourgeon a atteint sa maturité ; leur diamètre varie ainsi de 75 µ à 100 µ. L'épaisseur des murailles varie corrélativement de 25 µ à 50 µ, en moyenne, mais peut varier exceptionnellement de 20 µ à 60 µ. On peut observer de rares diaphragmes terminaux et basaux.

Les murailles interzoéciales sont formées par deux faisceaux de fibres calcaires divergeant distalement (pl. II, 3), périodiquement recouverts par une fine couche laminaire. Elles sont percées de pores interzoïdaux au niveau des constrictions qui les affectent et

ornées, entre deux constrictions, par des spinules sphérulaires (pl. I, 6). Ces spinules forment un anneau, de 5 à 10 μ sous l'ouverture des autozoïdes, qui correspond probablement à l'insertion sur la muraille de la membrane terminale des autozoïdes (pl. I, 6). Au-dessus de cet anneau, la texture de la surface de la muraille est différente, à la fois plus lisse et légèrement granuleuse, sans que la microstructure semble changer significativement. On trouve fréquemment, à l'intérieur du zoarium, des zones de la muraille dont la surface a un aspect semblable. Ces zones correspondent peut-être à d'anciens péristomes autozoïdaux. Tout près de l'origine des files zoéciales, sur la surface des murailles des bourgeons, on ne trouve que rarement des spinules et les constrictions zoéciales sont plus fréquentes (pl. I, 6).

IV. Mode de bourgeonnement

Il est semblable à celui qui a été décrit chez les espèces miocènes habituellement rangées dans le genre *Ceriopora* (Tillier, 1975). On peut en suivre les différentes étapes sur la figure 5, qui a été dessinée d'après les photos de 25 répliques sériées transversales, espacées d'environ 40 μ, effectuées dans la colonie n° 1.

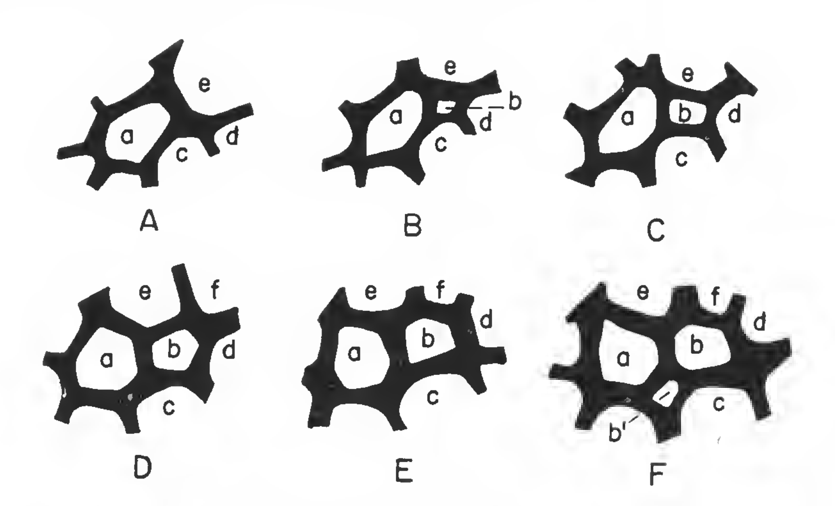


Fig. 5. — Sections transversales sériées (d'après photos) montrant le mode d'apparition et de développement des bourgeons interzoéciaux.

Un bourgeon interzoécial quadrangulaire (stade 4 ; fig. 5B, b) apparaît au point de convergence de quatre murailles interzoéciales, dont deux appartiennent à un bourgeon de génération précédente qui est la zoécie-mère du bourgeon b (fig. 5B, a). Ce bourgeon b grandit en écartant l'une de l'autre deux zoécies (zoécies d et e, fig. 5), jusqu'à ce qu'il atteigne la zoécie qui jouxte les deux zoécies écartées (zoécie f) ; il acquiert ainsi un cinquième côté et atteint le stade 5 (fig. 5D). Le bourgeon b grandit ensuite en écartant l'une de l'autre les deux zoécies opposées au côté nouvellement acquis (zoécies a et c, fig. 5E). Un nouveau bourgeon b' (fig. 5F) apparaît lorsque ces deux zoécies sont totalement disjointes, c'est-à-dire lorsque 4 murailles interzoéciales, dont deux appartiennent à un bour-

geon de stade 5, convergent. Le bourgeon b acquiert ainsi un sixième côté (stade 6) et peut être considéré comme ayant atteint sa maturité. On peut constater sur la figure 5 que le bourgeonnement des files zoéciales voisines perturbe souvent le schéma exposé ici : ainsi, par exemple, figure 5A, la zoécie a qui est au stade 5, donc théoriquement pentagonale, possède en fait six côtés ; après avoir atteint le stade 6, il arrive qu'elle ait 7 côtés (fig. 5C) ou 5 côtés (fig. 5F). Cette variabilité oblige à analyser la croissance de nombreuses files zoéciales avant de pouvoir décrire les étapes exposées ci-dessus.

Ce bourgeonnement est lent : à chaque bourgeon de génération n, correspond un seul bourgeon de génération n + 1. Ceci implique qu'en l'absence de structures de remplissage (kénozoïdes ou mésopores s.s.), les files zoéciales ne peuvent diverger que faiblement. Comme les zoécies s'ouvrent subperpendiculairement à la surface du zoarium, il est impossible que celui-ci ait une surface à grande convexité et les formes zoariales réalisées seront obligatoirement massives.

V. Chambre d'incubation

Seules les colonies n°s 6 et 7 possèdent des chambres d'incubation : il est probable que les autres zoariums observés n'ont pas atteint leur maturité. Les chambres d'incubation fonctionnelles sont *morphologiquement* externes. Elles sont constituées par une cavité centrale d'où rayonnent des lobes digités (pl. II, 2) ; la forme de l'ensemble varie. Elles mesurent de 2,5 à 3,5 mm dans leur plus grande dimension parallèlement à la surface zoariale, et leur hauteur est de 130 à 170 μ. Nous n'avons pas observé d'œciostome différencié, mais il faut noter qu'aucune des chambres observées n'a son toit entier. Il arrive fréquemment que plusieurs chambres soient superposées.

La chambre d'incubation est limitée par une fine muraille calcaire (2,5 μ d'épaisseur environ) qui est tapissée de spinules identiques à ceux des zoécies. Les ouvertures des zoécies qui se trouvent sous la chambre d'incubation sont fermées par des diaphragmes terminaux percés de pseudopores ; ces diaphragmes et le sommet des murailles interzoéciales sont recouverts par le plancher de la chambre qui est orné de spinules (pl. II, 1). Les murs latéraux de la chambre sont tapissés intérieurement, et extérieurement, de spinules, et prolongent sans aucune discontinuité structurale ou microstructurale les murailles des zoécies voisines : ils se sont donc formés en même temps que celles-ci. Le toit de la chambre prolonge ses murs latéraux et les murailles interzoéciales voisines. Il n'est pas percé de pseudopores. Lorsqu'il affleure la surface du zoarium, il est lisse : mais, en même temps que les murailles interzoéciales voisines poursuivent leur développement, des murailles identiques apparaissent et grandissent sur ce toit, sans aucune discontinuité de la muraille (pl. II, 5) : ainsi, le toit de la chambre d'incubation se trouve enfoui sous la surface du zoarium sans qu'il y ait eu ni résorption des murailles interzoéciales, ni bourgeonnement d'une lame zoariale par-dessus la chambre. En même temps des spinules apparaissent sur le toit de la chambre comme sur les murailles nouvellement formées. Nous ne savons pas s'il arrive que ces structures alvéolaires grandissent suffisamment pour qu'un polypide puisse s'y développer. Lorsqu'une chambre en recouvre une autre, son plancher repose souvent sur ces structures et non sur le toit de la chambre inférieure (pl. II, 4). On peut remarquer que ces structures alvéolaires sont morphologiquement identiques aux cancelli tels que les a définis Harmer (1896) chez *Lichenopora verrucaria*. Cependant il appa-

raît nettement sur les figures de Harmer que le toit de la chambre d'incubation de *L. verrucaria* est percé de pseudopores (pl. 7, fig. 8 et 9). Sur la figure 8, planche 7 de Harmer, il semble même qu'une muraille intercancellaire montre des pseudopores. Si ces figures sont exactes, il est possible que les structures alvéolaires du toit de la chambre d'incubation de *D. atlantica* et les cancelli *sensu* Harmer ne soient pas homologues.

De la description des éléments morphologiques et structuraux de la chambre d'incubation de *D. atlantica*, on peut déduire les faits suivants (*cf.* fig. 6) :

— la chambre se forme non pas après mais en même temps que les murailles interzoéciales voisines ;

— la muraille de cette chambre (plancher excepté) est sécrétée par deux épithéliums, l'un à l'extérieur et l'autre à l'intérieur : si ce n'était pas le cas on ne trouverait de spinules que sur un seul côté de la muraille ;

— l'épithélium interne de la chambre d'incubation (fig. 6, EIC) peut être soit celui du ou des zoïdes fertiles (que nous n'avons pas pu reconnaître avec certitude), soit celui des zoïdes du plancher de la chambre qui a pu s'étendre par les pseudopores des diaphragmes terminaux suivant un processus semblable à celui décrit par Harmelin (1974) dans le bourgeonnement des rameaux latéraux adventifs des Tubuliporina.

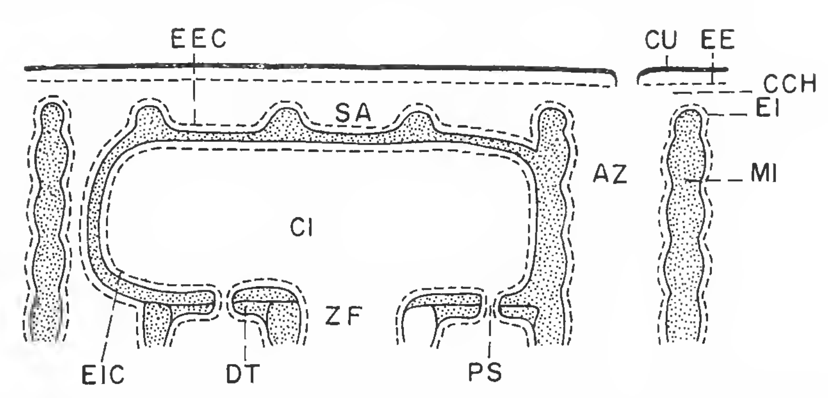


Fig. 6. — Section sagittale schématique d'une chambre d'incubation de *Doliocoitis atlantica*. AZ, autozoïde ; CCH, cavité cœlomique hypostège ; CI, chambre d'incubation ; CU, cuticule ; DT, diaphragme terminal ; EE, épithélium externe ; EEC, épithélium externe de la chambre d'incubation ; EI, épithélium interne ; EIC, épithélium interne de la chambre d'incubation ; MI, muraille interzoéciale ; PS, pseudopore ; SA, structure alvéolaire ; ZF, zoïde fertile.

L'épithélium externe de la chambre d'incubation (fig. 6, EEC) est l'épithélium interne des zoïdes voisins. C'est lui qui, lorsque le toit de la chambre est complet, forme des replis où sont sécrétées les murailles des structures alvéolaires décrites plus haut.

Une telle chambre d'incubation, morphologiquement externe mais anatomiquement interne, n'a encore jamais été décrite. Sa structure est intermédiaire entre celle des chambres d'incubation externes (dont le toit est percé de pseudopores : *Tretocycloecia dichotoma*, *Heteropora cryptopora*, *Reptomulticava* ; *cf.* Tillier, 1975) et celles des chambres entièrement internes décrites par Borg (1933 : « *Heteropora* » *pelliculata*, *Neofungella claviformis*), Osburn (1953 : *Borgiola pustulosa*), Kluge (1955 : *Borgella tumulosa*) et Androsova (1965 : *Klugea capitonia*).

VI. Position systématique

Les Heteroporidae actuels connus jusqu'à présent sont rangés dans six genres : « *Heteropora* » (« *Heteropora* »[1] *pelliculata* Waters, 1879), *Densipora* McGillivray, 1881, *Neofungella* Borg, 1933, *Borgiola* Strand, 1933, *Borgella* Kluge, 1955 et *Klugea* Androsova, 1965. Les espèces-types de ces quatre derniers genres et « *Heteropora* » *pelliculata* possèdent, d'après les auteurs qui les ont décrites, des chambres d'incubation entièrement internes. De plus, « *Heteropora* » *pelliculata* possède un bourgeonnement spiral (Tillier, 1975) ; *Borgiola pustulosa* a des pseudolunariums (Borg, 1933) ; enfin *Densipora corrugata* a des murailles formées de lamelles distalement convergentes (Borg, 1933, text-fig. 22 ; Brood, 1972). *Doliocoitis atlantica* ne peut donc être rangée dans aucun de ces genres dont soit la structure particulière de sa chambre d'incubation, soit la microstructure de ses murailles, soit son mode de bourgeonnement la séparent.

LES CÉRIOPORES ACTUELS

Les Cériopores sont un très ancien ensemble de Bryozoaires puisqu'il semble être apparu dès le Trias. Encore peu diversifié au Jurassique, c'est au Crétacé qu'il prend son développement maximal, puis il décline dès la fin de ce système. Il regroupe chez les fossiles de nombreuses espèces réparties dans trente-cinq à cinquante genres[2] selon l'interprétation des auteurs, mais n'est représenté actuellement que par sept genres et une vingtaine d'espèces. Il s'agit donc d'un groupe résiduel, dont la distribution géographique mérite d'être examinée.

Dans la liste suivante, nous citons en premier l'espèce-type de chaque genre, sauf pour « *Heteropora* » dont l'espèce-type est d'âge crétacé.

Genre **Borgella** Kluge, 1955 :

Borgella tumulosa Kluge, 1955 (mer des Tchouktches, océan Arctique, 48 m).

Borgella pustulosa Osburn, 1953 (*Borgiola*) (cap Barrow, Alaska, océan Arctique, 20-150 m). Cette espèce est considérée par Kluge, 1962, comme synonyme de sa *B. tumulosa* dont elle semble, en effet, très proche. Elles proviennent d'ailleurs toutes les deux de localités voisines de l'océan Arctique. Elle fut placée dans le genre *Borgella* par Androsova en 1965.

Borgella pustulosa asiatica Androsova, 1965 (sud de Sakhaline, 28 m).

Genre **Borgiola** Strand, 1933(= *Canuella* Borg, 1933, *non* Scott, 1893) :

Borgiola rugosa Borg, 1933 (*Canuella*) (baie de Sagami, Japon, 90-185 m ; îles Galapagos, 30 m).

1. Il nous semble douteux que cette espèce doive être rangée dans le genre *Heteropora* (voir plus loin).
2. Ce dernier chiffre est à prendre en considération lorsque le sous-ordre des Rectangulata (Lichénopores) est inclus dans celui des Cerioporina (Brood, 1972).

Borgiola glabra Androsova, 1965 (nord de la mer du Japon, 28-50 m).

Genre **Densipora** Mac Gillivray, 1881 :

Densipora corrugata Mac Gillivray, 1881 (Victoria, Australie, profondeur non indiquée).

Densipora maeandrina Kirkpatrick, 1888 (*Heteropora*) (Victoria, Australie, profondeur non indiquée). Espèce très voisine de la précédente, mais considérée comme distincte par Borg, 1933.

Le genre *Densipora* a été également signalé au sud de Sakhaline par Androsova, 1965 (sans détermination spécifique).

Genre **Doliocoitis** n. gen. :

Doliocoitis atlantica n. sp. (Sierra Leone, 81 m ; golfe de Guinée ?).

Genre « **Heteropora** » de Blainville, 1830 :

Le classement générique des espèces vivantes de Cériopores placées dans le genre *Heteropora* par Waters, Borg, Osburn, Androsova *et al.* ne peut être actuellement précisé. Ainsi Brood (1972) suggère de les placer dans le genre *Tretocycloecia* Canu, 1917, genre considéré comme synonyme de *Heteropora* par Voigt (1953) et Walter (1969). Seule une étude détaillée du mode de bourgeonnement et des organes reproducteurs de l'espèce-type de *Heteropora*, *H. cryptopora* (Goldfuss, 1827) permettra de trancher la question. Une telle étude a déjà été effectuée par l'un des auteurs pour l'espèce-type de *Tretocycloecia*, *T. dichotoma* (Reuss, 1847) (Tillier, 1975).

Sept espèces actuelles ont été décrites, mais il est possible que « *H.* » *alaskensis*, « *H.* » *magna* et « *H.* » *pacifica* soient synonymes de « *H.* » *pelliculata*. En effet, Ross (1973) a remarqué que les zoariums bien développés des « *Heteropora* » de la côte nord-ouest de l'Amérique du Nord présentent en même temps tous les caractères que Borg (1933) considérait comme distinctifs des différentes formes. Par ailleurs on peut remarquer que, à l'exception de « *H.* » *japonica*, on ne trouve les « *Heteropora* » de l'hémisphère Nord que sur le parcours du courant Nord-Pacifique (Kouro-Shivo à l'ouest, courant d'Alaska et courant de Californie à l'est). Il est possible que ce courant ait disséminé « *Heteropora* » *pelliculata* depuis le Japon jusqu'aux côtes nord-américaines.

« *Heteropora* » *pelliculata* Waters, 1879 (nord de la mer du Japon, 25-67 m ; sud des îles Kouriles, sans indication de profondeur).

« *Heteropora* » *alaskensis* Borg, 1933 (sud de l'Alaska, 22-25 m ; Colombie britannique, sans indication de profondeur ; Orégon, à très basse mer). Créée par Borg comme variété de *H. pacifica*, cette forme a été élevée au rang d'espèce par Osburn, 1953.

« *Heteropora* » *magna* O'Donoghue et O'Donoghue, 1923 (région de Vancouver, Colombie britannique, 6-15 m).

« *Heteropora* » *pacifica* Borg, 1933 (de l'Alaska à la Californie, 13-45 m).

« *Heteropora* » *chilensis* Moyano, 1973 (archipel Madre de Dios, sud du Chili, 70 m).

« *Heteropora* » *japonica* Androsova, 1965 (mer du Japon, 25 m).

« *Heteropora* » *neozelanica* Busk, 1879 (Nouvelle-Zélande, sans précision de localité

ou de profondeur, peut-être 40 m d'après Borg, 1933). La forme de la côte sud-orientale d'Afrique du Sud décrite en 1924 par O'Donoghue sous le nom de *H. pelliculata* Waters pourrait, d'après Borg, 1933, appartenir à l'espèce de Busk.

Des citations d' « *Heteropora* » actuels, sans déterminations spécifiques, sont également parues dans les travaux de Whiteaves, 1882 (sud de l'île de Vancouver, sans indication de profondeur — il s'agit peut-être de « *H.* » *pacifica* Borg), Canu et Bassler, 1929 (îles Galapagos, 72 m) (détermination générique douteuse d'après Borg, 1933), Okada et Mawatari, 1937 (nord de Hondo, Japon, 39 m) et Osburn, 1953 (sud de la Californie, 63 m ; îles Galapagos, sans indication de profondeur).

Genre **Klugea** Androsova, 1965 :

Klugea capitonia Androsova, 1965 (nord de la mer du Japon, 67 m).

Klugea tuberculata Androsova, 1965 (nord de la mer du Japon, 36-55 m).

Il faut noter, autant que l'on puisse en juger sur la figure de cet auteur, l'étroite ressemblance de la morphologie externe de la chambre d'incubation zoariale de cette espèce avec celle de *Doliocoitis atlantica.*

Genre **Neofungella** Borg, 1933 :

Neofungella claviformis Waters, 1904 (*Heteropora*) (près de l'île Charcot, Antarctique, 500 m ? ; presqu'île de Palmer, Antarctique, 315 m ; mer de Ross, Antarctique, 915 m ; banc des Aiguilles, Afrique du Sud, 75 m).

Neofungella californica Banta, 1967 (île San Catalina, sud de la Californie, 30 m).

Neofungella (?) *dalli* Kluge, 1955 (*Fungella*) (mer des Tchouktches, océan Arctique, 9 m). Kluge a placé cette espèce dans le genre *Fungella* Hagenow, 1851, genre crétacé de la famille des Corymboporidae. Il crée une nouvelle famille des Fungellidae qu'il place dans un nouveau sous-ordre des Isoporina justement rejeté, à notre avis, par Brood, 1972. L'ovicelle de *Fungella* et des Corymboporidae est un gonozoïde et non une chambre d'incubation zoariale (Brood, 1972, pense qu'ils n'appartiennent pas au sous-ordre des Cerioporina et les classe dans celui des Tubuliporina), de plus les pédoncules des zoariums portent de nombreux kénozoïdes qui n'apparaissent pas sur la figure de Kluge. Le spécimen de cet auteur nous semble très proche de celui décrit par Waters d'Afrique du Sud (*Neofungella claviformis*) et conservé dans les collections du Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie du Muséum. Aussi nous classons provisoirement *Fungella dalli* Kluge dans le genre *Neofungella.*

Les mêmes arguments peuvent être opposés au classement dans les Corymboporidae de *Neofungella claviformis*, suggéré par Moyano (1966).

Bathymétrie

L'examen de la répartition bathymétrique des représentants du groupe montre qu'ils vivent à une profondeur plutôt faible : sur 20 espèces, 14 ont été récoltées à moins de cinquante mètres de profondeur et seulement 3 à plus de cent mètres. Une seule espèce, *N.*

claviformis a été découverte dans l'Antarctique à plus de deux cents mètres de profondeur [1]. On trouve encore 5 espèces à moins de vingt-cinq mètres dont l'une, « *H.* » *alaskensis*, récoltée à très basse mer. Les Cériopores actuels peuvent donc être considérés comme faisant partie de la faune du plateau continental (surtout dans la partie supérieure de l'étage circalittoral).

Distribution géographique

Les différents genres ont des distributions géographiques diverses : « *Heteropora* » possède l'aire la plus étendue : nord du Japon, côte américaine du Pacifique, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud (ce n'est donc pas une répartition circumpacifique stricte comme l'écrit Moyano, 1973). *Neofungella* a une répartition bipolaire : au nord dans l'océan Arctique et sur les côtes de Californie, au sud dans l'Antarctique et au large des côtes d'Afrique

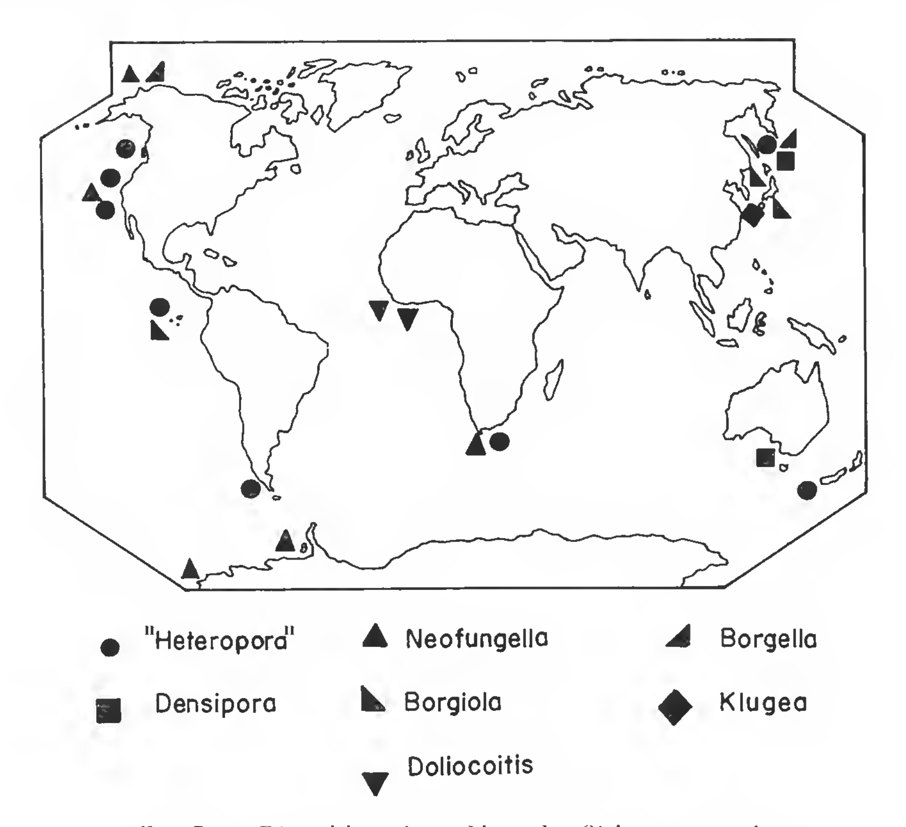


Fig. 7. — Répartition géographique des Cériopores actuels.

1. La grande profondeur relative à laquelle a été draguée cette espèce dans la région de la presqu'île de Palmer et dans la mer de Ross s'explique peut-être par la présence dans cette région d'eaux, appartenant à une couche intermédiaire (de 200 à 1 500 m de profondeur d'après Ekman, 1953), moins froides que les eaux des couches superficielles et de grande profondeur. *Neofungella* serait ainsi un genre d'eaux tempérées et froides, mais non d'eaux très froides, d'une température inférieure à 0°C.

du Sud. Il en est de même de *Densipora* (Australie méridionale et nord du Japon). *Borgiola* est connu sur les côtes du Pacifique, à l'est aux Galapagos, à l'ouest au Japon. Les trois autres genres ont des aires beaucoup plus restreintes : *Borgella* dans l'océan Arctique et au sud de Sakhaline, *Klugea* au nord de la mer du Japon et *Doliocoitis* sur les côtes d'Afrique occidentale.

Si l'on excepte *Doliocoitis atlantica* et *Borgiola rugosa*, toutes les espèces décrites à ce jour proviennent d'eaux froides ou sous l'influence de courants froids : mer du Japon, mer d'Okhotsk, mer de Behring, océan Arctique, côte occidentale du Canada et des États-Unis (courant de Californie), Chili méridional, sud de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande (courant antarctique), sud de l'Afrique (courant de l'Atlantique Sud). Toutes les localités correspondantes se situent, à l'exception du banc des Aiguilles, dans la zone des eaux froides ou tempérées froides des cartes de Briggs (1974). La région du Cap des Aiguilles, en Afrique du Sud, présente d'ailleurs, sans doute sous l'influence du courant de l'Atlantique Sud, des zones d'eaux relativement tempérées.

Borgiola rugosa est connue sur les deux rives du Pacifique, aux Galapagos et dans la région de Tokyo, dans des régions réputées plus chaudes que les précédentes. Mais, bien que la plus grande partie de la faune des Galapagos ait un caractère subtropical, des influences froides s'y font sentir, dues probablement aux apports du courant péruvien (Ekman, 1953). D'autre part, la baie de Sagami, deuxième localité de cette espèce, est située à la limite d'eaux tempérées froides et tempérées chaudes (Ekman, 1953, Briggs, 1974).

Doliocoitis atlantica est ainsi la seule espèce de Cériopores actuels vivant dans des eaux franchement tropicales, encore que la température à 100 m de profondeur au large de la Sierra Leone (*D. atlantica* a été dragué à 81 m) n'excède pas 14 à 16°C (Murray et Hjort, 1912).

Ces affinités oligothermes des Cériopores actuels expliquent peut-être leur absence totale des régions où prospèrent les véritables récifs coralliens.

Remerciements

Il nous est agréable de remercier ici notre collègue bryozoologiste, le Pr Dr E. Voigt de Hambourg, qui nous a aimablement communiqué les matériaux étudiés dans ce travail, ceux qui ont contribué à son illustration : Mlle Ch. Weber (microscope électronique à balayage), Mlle Crapart (dessins) et M. D. Serrette (photographies), ainsi que M. J.-P. Chevalier et son équipe qui nous ont facilité la fabrication des sections sériées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Androsova, E. I., 1965. — Bryozoaires Cyclostomes et Cténostomes de la partie méridionale de la mer du Japon. *Issled. Fauny Morei Akad. Nauk SSSR*, Moskva, **3** (11) : 70-114, 41 fig. (en russe).

— 1971. — Biologie et répartition des Bryozoaires de la famille des Heteroporidae (Bryozoa, Cyclostomata). *Zool. Zh. Ukz.*, Moskva, **50** (9) : 1341-1346, 1 fig. (en russe).

Banta, W. C., 1967. — A new species of *Neofungella* (Bryozoa, Stenolaemata) from southern California. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, Los Angeles, **66** (1) : 35-38, 3 fig.

Bassler, R. S., 1953. — *In* R. C. Moore : Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. G. Bryozoa. *Geol. Soc. Am.*, Lawrence : 1-253, 175 fig.

Borg, F., 1926. — Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. *Zool. Bid. Upps.*, **10** : 181-507, 109 fig., 14 pl.

— 1932. — On the structure and development of *Heteropora* (Bryozoa). *Ark. Zool.*, Stockholm, **24** B (3) : 1-6, 2 fig.

— 1933. — A revision of the recent Heteroporidae (Bryozoa). *Zool. Bidr. Upps.*, nº 14 : 253-394, 29 fig., 14 pl.

— 1944. — The Stenolaematous Bryozoa. *Further zool. Results Swed. Antarct. Exped.*, 1901-1903, Stockholm, **3** (5) : 1-276, 26 fig., 16 pl.

Briggs, J. C., 1974. — Marine zoogeography. McGraw-Hill, New-York : 475 p., fig.

Brood, K., 1972. — Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia. *Stockh. Cont. Geol.*, **26** : 464 p., 148 fig., 78 pl.

Busk, G., 1879. — On recent species of *Heteropora*. *J. Linn. Soc.*, Zoology, London, **14** : 724-726. 1 pl.

Canu, F., et R. S. Bassler, 1922. — Studies on the cyclostomatous Bryozoa. I. Fossil and recent Parallelata and Rectangulata. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **61** (22) : 1-160, 40 fig., 28 pl.

Canu, F., et R. S. Bassler, 1929. — The bryozoan fauna of the Galapagos islands. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **76** (13) : 1-78, 13 fig., 14 pl.

Cook, P. L., 1968. — Bryozoa (Polyzoa) from the coast of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, Copenhague, nº 10 : 115-262, 1 fig., 4 pl.

Ekman, S., 1953. — Zoogeography of the sea. Sidgwick and Jackson, London : 417 p., 121 fig.

Harmelin, J.-G., 1974. — Les Bryozoaires Cyclostomes de Méditerranée. Écologie et systématique. Thèse, Aix-Marseille, nº A.O. 10296, t. I : 365 p., 53 fig. ; t. II : 30 p., 38 pl.

Harmer, S. F., 1896. — On the development of *Lichenopora verrucaria*, Fabr. *Q. Jl microsc. Sci.*, Oxford, n. s., **39** : 71-144, 2 fig., 4 pl.

Hillmer. G., 1968. — Artificial moulds for studying the internal structure of paleontological objects. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, Milano, **108** : 37-42, 1 fig.

Kirkpatrick, 1888. — Polyzoa from Port Phillip. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, ser. 6, **2** : 12-21, 1 pl.

Kluge, G. A., 1955. — Bryozoaires nouveaux ou peu connus de l'Océan arctique. *Trudy Inst. Zool., Moskva*, **18** : 63-99, 44 fig., (en russe).

— 1962. — Les Bryozoaires des mers septentrionales de l'U.R.S.S. *Opred. Fauna SSSR*, Moskva. **76** : 584 p., 404 fig., (en russe).

MacGillivray, P. H., 1881. — On two new genera of Polyzoa. *R. Soc. Vict. Trans. Proc.*, Melbourne **17** : 15-18, 1 pl.

McKinney, F. K., 1975. — Autozooecial budding patterns in dendroid Stenolaemate Bryozoans. *In* : Bryozoa 1974. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H.S.3, nº 1 : 65-76, 2 fig., 4 pl.

Moyano, H. I., 1966. — Bryozoa colectados por la Expedicion antartica chilena 1964-1965. II. Familia Corymboporidae, Smitt, 1866 (Bryozoa Cyclostomata). *Publnes Inst. antart. chil.*, nº 11 : 1-17, fig., pl. (non vu).

— 1973. — *Heteropora chilensis* n. sp. nuevo Heteroporido para el Pacifico Sudoriental (Bryozoa Cyclostomata). *Cah. Biol. mar.*, Roscoff, **14** (1) : 79-87, 2 pl.

Murray, J., et J. Hjort, 1912. — The depths of the Ocean. McMillan, London : 821 p., 575 fig., 9 pl.

Nye, O. B., 1968. — Aspects of microstructure in post-paleozoic Cyclostomata. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, Milano, **108** : 111-114.

O'Donoghue, Ch. H., 1924. — The Bryozoa (Polyzoa) collected by the S.S. « Pickle ». *Rep. Fish. mar. biol. Surv. Un. S. Afr.*, Capetown : 63 p., 4 pl.

O'Donoghue, Ch. H., et E. O'Donoghue, 1923. — A preliminary list of Polyzoa (Bryozoa) from the Vancouver Island region. *Contr. Can. Biol.*, Toronto, n. ser., **1** (10) : 145-201, 4 pl.

Okada, Y., et S. Mawatari, 1937. — On the collection of Bryozoa along the coast of Onagawa Bay and its vicinity, the northern part of Honsho, Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, Sendai, **11** : 433-445, 5 fig., 1 pl.

Osburn, R. C., 1953. — Bryozoa of the Pacific coast of America. Part. 3, Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta, and addenda. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, Los Angeles, **14** (3) : 613-841, 18 pl.

Ross, J. R. P., 1973. — Calcification in the colonial Stenolaemate *Heteropora*. *In* Larwood G. P., Living and fossil Bryozoa, Academic Press, London : 475-483, 4 fig.

Tillier, S., 1975. — Recherches sur la structure et révision systématique des Hétéroporidés (Bryozoa, Cyclostomata) des faluns de Touraine. *Trav. Lab. paléont. Orsay* : 100 p., 31 fig., 8 pl.

Voigt, E., 1953. — Revision von : H. Hamm « Die Bryozoen des Mastrichter Obersenon » (1881). *Mitt. geol. StInst. Hamb.*, **22** : 32-75, 1 fig., 14 pl.

Walter, B., 1969. — Les Bryozoaires jurassiques en France. Étude systématique. Rapports avec la stratigraphie et la paléoécologie. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, nº 35 : 328 p., 16 fig., 20 pl.

Waters, A. W., 1879. — On the occurrence of recent *Heteropora*. *Jl R. microsc. Soc.*, London, **2** : 390-393, 1 pl.

— 1904. — Expédition antarctique belge. Résultats du voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899. Zoologie. Bryozoa. Anvers : 113 p., 9 pl.

Whiteaves, J. F., 1882. — On a recent species of *Heteropora* from the strait of Juan de Fuca. *Am. J. Sci.*, New-Haven, ser. 3, **24** : 279-280.

Manuscrit déposé le 18 mars 1976.

PLANCHE I

1. — Zoarium nº 1, × 5.
2. — Zoarium nº 4. Remarquer l'apparition d'une lame zoariale blastogène près de la base du zoarium, × 5.
3. — Holotype (colonie nº 6) avec chambres d'incubation, × 5.
4. — Zoarium nº 9 : à la base les zoécies sont obstruées par un dépôt calcaire (phot. M.E.B.), × 20.
5. — Surface du même zoarium (phot. M.E.B.), × 60.
6. — Section d'un autozoïde (à droite) et d'un bourgeon (à gauche) (phot. M.E.B.), × 40.

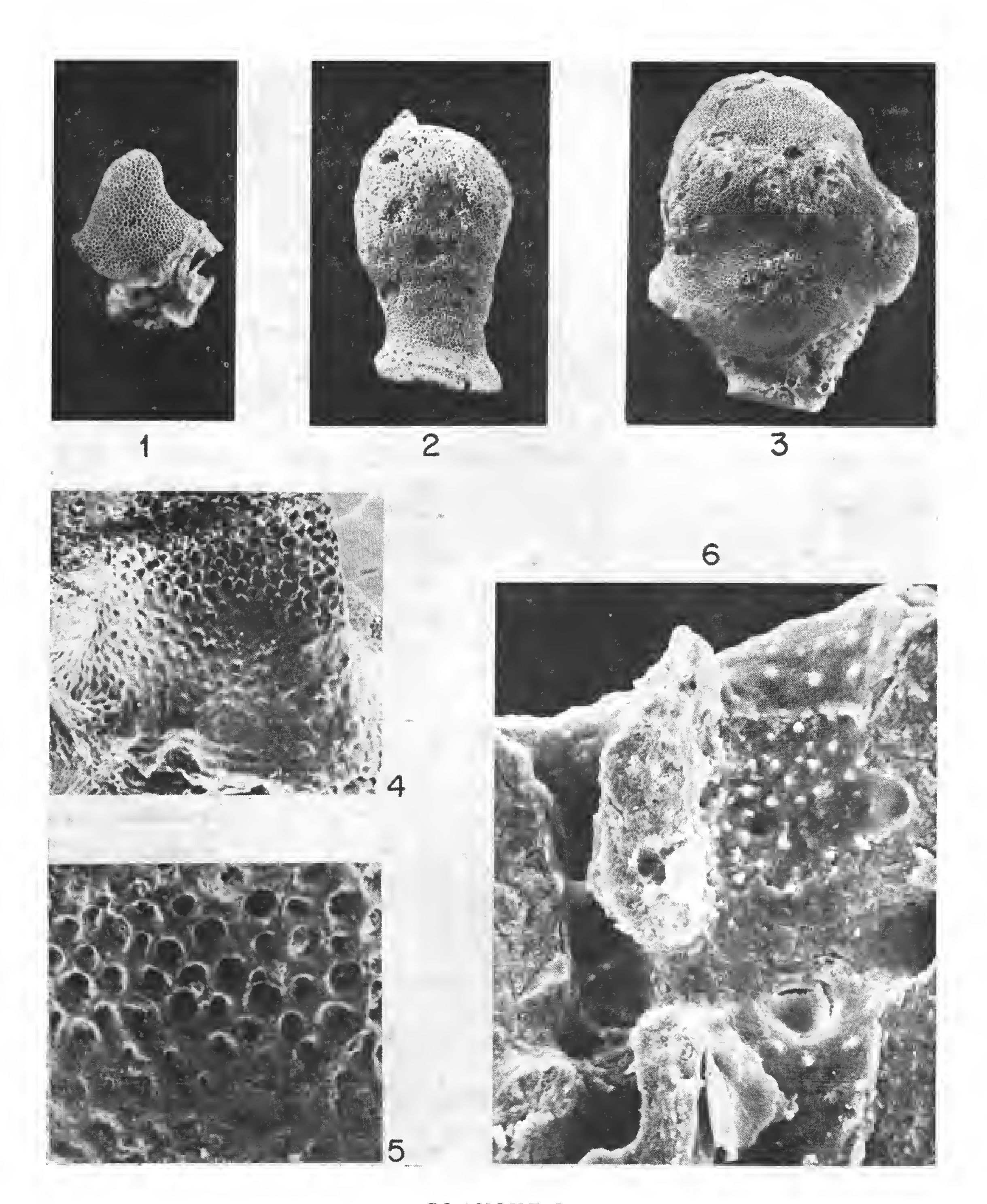


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — Diaphragme terminal d'une zoécie (pseudopores) recouvert par le plancher de la chambre d'incubation (spinules) (phot. M.E.B.), × 400.
2. — Deux chambres d'incubation superposées ; la chambre d'incubation supérieure est en cours de formation (phot. M.E.B.), × 65.
3. — Microstructure d'une muraille interzoéciale (phot. M.E.B.), × 800.
4. — Structures alvéolaires entre le toit d'une chambre d'incubation et le plancher de celle qui la recouvre (phot. M.E.B.), × 430.
5. — Structures alvéolaires en formation sur le toit d'une chambre d'incubation. Dans la partie inférieure de la photographie on peut observer les spinules qui ornent le plancher de la chambre et une zoécie dont l'ouverture n'est pas couverte par le plancher de la chambre (c'est peut-être une zoécie fertile) (phot. M.E.B.), × 75.

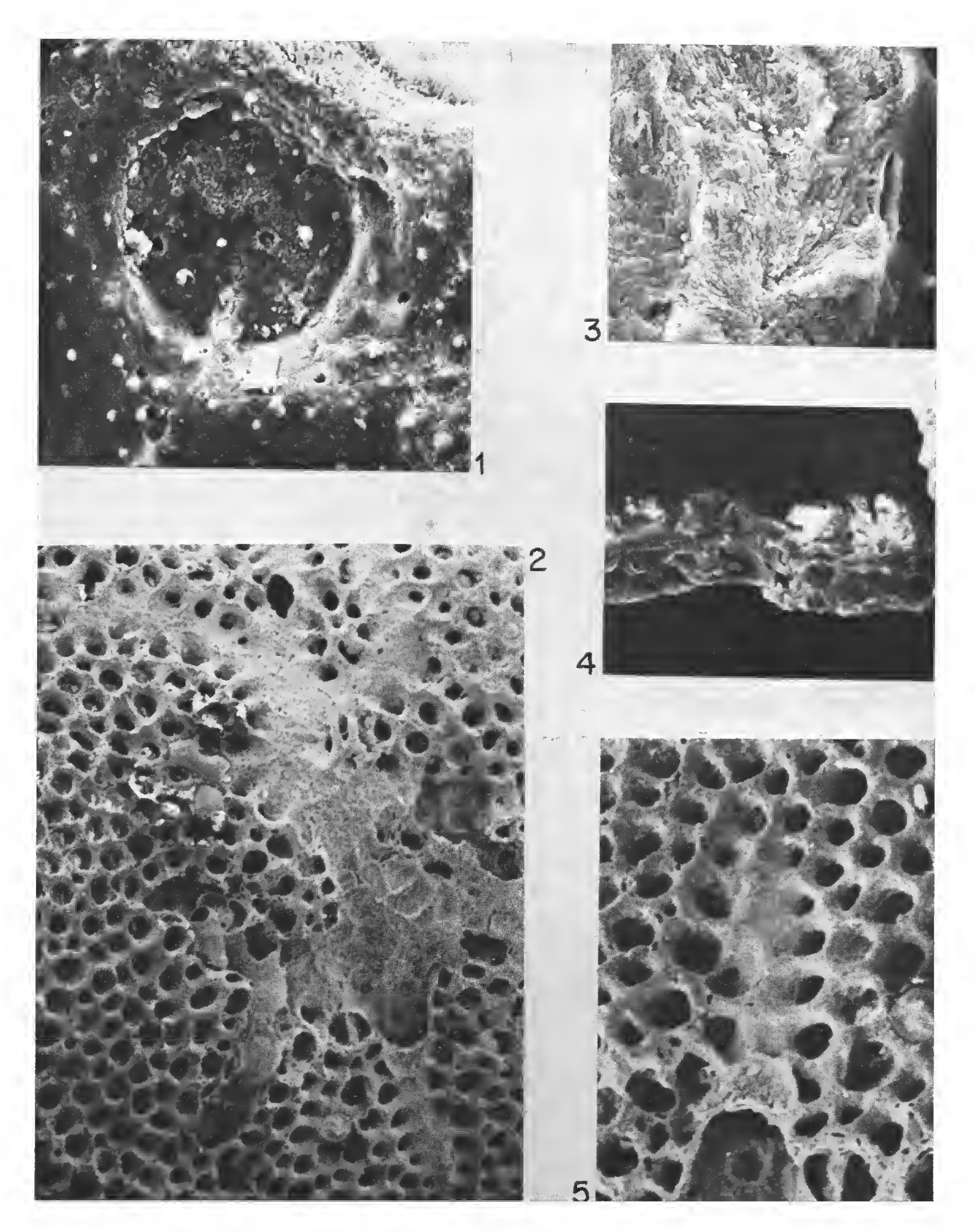


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 425, janv.-févr. 1977,
Zoologie 295 : 1-24.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon â pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris,* 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin,* en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.